第7卷第3期　　动物学研究　　Vol.7, No.3
1986年8月　　ZOOLOGICAL RESEARCH　　Aug., 1986

红色角毛虫生理改组过程的研究

庞延斌　顾福康　张作人

（华东师范大学生物学系　上海）

摘　要

红色角毛虫在生理改组时，随着老纤毛器的瓦解，先后出现新的口器，额、腹、横棘毛，左、右缘棘毛和背触毛四个原基区，并发生原基区的分化、新结构的形成和定位。这种新、老结构的更替过程相似于同种纤毛虫正常形态发生时期纤毛器的演化过程；口围带改组时，新口围带原基在左列中腹棘毛左侧的范围形成，后来，随着老口围带的瓦解，它向前方移动并处于老口围带的右侧，并继续朝老口围带位置移动、替换老口围带。这不同于其他常见的腹毛类纤毛虫，生理改组时新口围带原基在瓦解着的老口围带的位置逐渐移动替换老口围带的情况。

关键词　生理改组　红色角毛虫　原基　棘毛　口围带

原生动物有多种重要的生理功能，除形成包囊（张作人等，1981）外，生理改组（Physiological reorganization）是它躲避有害环境、以求生存的又一种特殊生命形式。我们在一种较为少见的腹毛类纤毛虫——红色角毛虫（*Keronopsis rubra*）中，观察到它无性生殖周期的形态发生过程中具有一些不同于其他腹毛类纤毛虫的现象（张作人等，1985），并且发现，这种纤毛虫在培养时对食物的变化极为敏感，中断食物时它会发生生理改组，即经历一个皮层新、老纤毛器的更新过程。之后，如提供良好的食物和培养条件，它又能恢复正常的生命活动。对这样一种较为特殊的腹毛类纤毛虫，搞清楚它的生理改组过程的特征，可为纤毛虫在特殊环境条件下纤毛器的演化提供有意义的资料。为此，我们对红色角毛虫的生理改组过程进行了研究。

材料和方法

红色角毛虫是1982年夏季在上海西郊公园采集到的。这种腹毛类纤毛虫虫体全身为红色或紫红色，体长110—120微米，宽32—40微米，体内含60—80枚椭圆形大核和4—6

本文1985年5月27日收到。

枚圆球形小核。腹面纤毛图式是：口围带（AZM）由前向后旋转至身体长轴的1/3处的细胞近正中处，含27—30片小膜；波动膜（UM）位于口围带右侧，由两片成"X"形交叉的膜片组成；额棘毛（FC）包括处于额区前缘的3根较大的棘毛和处于波动膜右侧成纵行两列（FC-I，FC-II）的8—9根棘毛；腹棘毛包括中腹棘毛（MVC）和后腹棘毛（PVC），中腹棘毛2列，它们相互平行且成二、二对应排列，前端自两列额棘毛的左侧起始，往后按一定间隔纵贯身体腹面大部分，每列含棘毛17—20根。中腹棘毛的后方，是3根呈三点分布的后腹棘毛；横棘毛（TC）4—7根，成横向一列，位于后腹棘毛后方；缘棘毛中左缘棘毛（LMC）2—3列（大部分情况下2列），位于口围带的后方，其中口围带近侧的一列（LMC-I）含棘毛25—31根，远侧的一列（LMC-II）含棘毛18—23根。右缘棘毛Ⅰ列，含棘毛37—42根（图1）。虫体背面含3列背触毛，按自左向右起算，每列的背触毛数分别是：15—16，16—18，17—20（图3：a）。

全部实验材料是在加入草履唇滴虫（*Chilomonas paramecium*）的小麦粒浸出液内于室温下进行纯系培养后获得的。实验方法是：（1）取生长状态良好的、且处于非分裂时期的虫子，用池塘过滤水冲洗，除去食料生物后，作"饥饿"处理若干小时，使之发生生理改组的过程；（2）每隔一定时间，在显微解剖镜下选取处于不同改组阶段的个体，应用作者改进的蛋白银染色方法（庞延斌等，1983）制作标本；将所制作的标本和活体材料用Leitz Orthoplan显微镜检查、照相。

全部标本保存在华东师范大学生物学系原生动物学实验室。

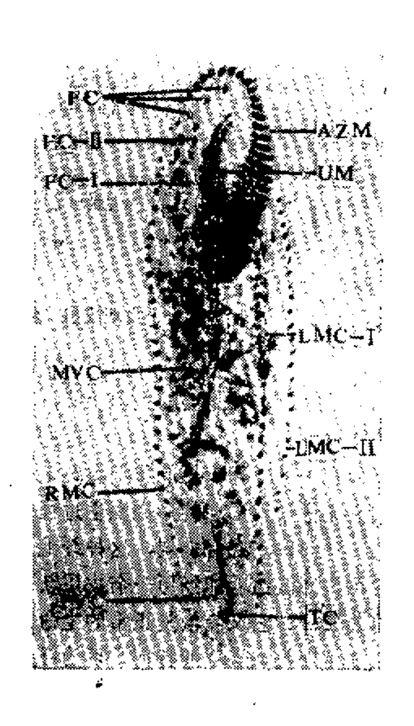


图1 红色角毛虫腹面（蛋白银染色制片）
Fig. 1 Ventral surface of *Keronopsis rubra* (Protargol staining micrograph)

结 果

大部分红色角毛虫在经饥饿处理后，会发生生理改组过程。此时在干涉相差显微镜下观察到，虫体运动能力降低，纤毛器尤其是口围带和波动膜的拍打频率变低。虫体形状出现连续的变化，先是中部范围变宽，后部则逐渐变细。但前面部分没有明显变化。然后，虫体后端看上去像有一条拖着的尾巴。在改组后期，虫体转化成正常形态。然而，没有观察到红色角毛虫的大核在改组期间发生明显的变化。

经活体观察和制片标本检查结果，约在饥饿处理后3小时，虫体便开始出现皮层老纤毛器的退化和新结构重建的现象，而后约经过2小时，整个改组过程结束，虫子恢复正常的生命活动。皮层生理改组过程中皮层纤毛器的演化细述如下：

（一）口器改组

生理改组时，首先是虫体腹面的波动膜开始瓦解，在两片波动膜瓦解的区域，产生许多颗粒。口围带也几乎同时自其基部小膜开始，发生瓦解和消失的过程，每个小膜解体时，由它的两端开始向中部缩短，而后消失。此时，在左列中腹棘毛左侧，连续长出成群的毛基体，这成群的毛基体迅速向前方伸展，并自前端开始分散开来，形成一狭长的区域，这就是口围带原基区（图版Ⅰ：1，图2：a）。口围带原基区逐渐扩大并向前推移，它的前端达到老口围带基部时，在前端的毛基体开始组装成纵向几列（图2：b）。随着老口围带自基部开始往前消失，整个原基区处于老口围带的右侧并逐渐朝老口围带位置移动，它的前端组装的成纵向排列的几列毛基体转而变为横向平行排列，并且后部的毛基体按从右到左、自前至后的顺序组装成膜片（图版Ⅰ：3，图2：c）。老口围带瓦解成一狭带时，口围带原基已全部装配成呈正常形态的小膜。蛋白银染色制片上显示每个小膜由三排毛基体排列而成，其中前排毛基体最短，中间一排毛基体较长，后面一排毛基体则最长（图版Ⅰ：6）。此时，新口围带于继续移动的同时开始弯曲，且每个小膜开始长出纤毛。至老口围带全部瓦解时，新口围带在老口围带位置定位，替代老口围带（图版Ⅰ：7，图2：f）。

两片波动膜瓦解时，伴随着在波动膜近侧的一列额棘毛（FC-Ⅰ）也退化消失，在老波动膜和额棘毛消失的区域相继出现许多毛基体，分别形成为新波动膜原基和额、腹、横棘毛原基（图版Ⅰ：2，图2：b）。开始时组成这两个原基的毛基体较为稀少，随着毛基体不断增多和聚集，这两个原基逐渐变为处于新口围带原基右侧，形成两条纵向平行排列的带子样区域——波动膜原基区和额、腹、横棘毛原基区（图版Ⅰ：3），并发生不同的分化过程。其中，波动膜原基区的毛基体继续聚集，毛基体挤在一起，形成为一条粗线，此时粗线后端的毛基体与口围带原基基部的毛基体相连续。不久，这条波动膜原基前端分出一段毛基体到分化着的额、腹、横棘毛原基区中（图版Ⅰ：5，图2：d）。波动膜原基的基部与口围带原基相脱离后，变成两条并排在一起的线条（图版Ⅰ：6），这两条线条样原基随着新口围带原基的分化和移动，也作相应的运动，并逐渐长出纤毛，形成为两片波动膜（图版Ⅰ：7）。

（二）腹面棘毛的改组

1.额、腹、横棘毛　额、腹、横棘毛原基区形成后，发生如下的分化过程：开始时，它前面部分的毛基体发生组排，形成斜向的几列（图2：b）。此时在原基区的右后方，有部分中腹棘毛瓦解，使原基区发展到中腹棘毛瓦解的区域，就此又把两列中腹棘毛分隔成前、后两部分。不久，原基区的毛基体全部组排成列，形成20列左右，看上去像一个梯子（图版Ⅰ：5，图2：d）。波动膜原基分出的一段原基也参与到原基区中，并处于最前方，成第1列。随着虫体的演化，原基区的后部稍往后伸展，并且每列原基按自前至后、自右至左的顺序分化成段。来自波动膜原基前端的一段仍为第1段，第2、3两列各分成4—5段，再后面的大部分原基每列分成约3段。当波动膜原基形成为两



Plate 1 Physiological reorganization Process of *Keronopsis rubra* (ventral view)

1 New AZM primordium (lower arrows), old disintegrating AZM (right arrow) and UM (left arrow)

2 F-V-T cirri primordia (uper left arrow), UM primordium (uper right arrow) and new AZM primordium (lower arrows)

3 Developing LMC primordia (arrows), and organizing AZM, UM-and F-V-T primordia

4 Developing RMC primordium (arrows)

5 A small part in the anterior end of UM primordium separated and merged into F-V-T cirri primordia (uper arrow).LMC primordia are extending backward (lower arrows). F-V-T cirri primordia look like a ladder

6 UM primordium differentiated into two "threads". F-V-T cirri primordia divided into sections, each section is organizing, and migrating, and the membranelles of AZM

7 The ventral surface in which the localization of new ciliatures are almost settled

条线条时，每段原基开始分化形成棘毛，并发生移动（图版Ⅰ：6，图2：e）和定位（图版Ⅰ：7，图2：f）的过程。波动膜原基分出的一段和它后面的第2、3两列原基的前端各分出的一段形成3根额棘毛，向前移动，定位于虫体额区前缘；第2、3列原基分出的其余几段几乎在原位置不动，形成处于新波动膜右侧的两列额棘毛；在后面的大多数原基段分成以二、二编排，并往前、后移动分开来，形成为两列中腹棘毛；另外，从自后至前起算，有4—7列原基分化的左端一段各形成的一根棘毛，成纵向排列并往左后方移动，后来，随着虫体的演化，成为4—7根横棘毛；自后至前第1列原基分出的左端第2、3段和第2列原基的左端第2段，最终形成为3根后腹棘毛。整个过程中，棘毛的分化、移动、定位是按先额棘毛、接着是中腹棘毛、其次是横棘毛、最后是后腹棘毛的顺序进行的。

2.缘棘毛 当波动膜原基和额、腹、横棘毛原基形成为两个纵向平行的带子样区时，在LMC-Ⅰ左缘棘毛中，从第1根棘毛起始并往后，老棘毛基部瓦解，并伴随着在棘毛瓦解的位置上出现许多毛基体，这就是左缘棘毛原基区（图版Ⅰ：3，5；图2：d）。左缘棘毛原基向后伸展，约占有10多根瓦解的老棘毛的范围后，其中的毛基体开始编排，先是在其右侧，毛基体排成整齐的一列，但左侧的毛基体还较分散，并不成线性分布，之后毛基体才排成一列。结果，原基区形成为两列，它们最终发育成为两列新的左缘棘毛（图2：f）。在这期间，其他老的左缘棘毛没有明显变化，在虫体演化较长时间后才瓦解消失。

上述过程稍后，自右缘棘毛列的第8根棘毛位置起，并逐渐往后，约有10多根老棘毛的基部瓦解，在老棘毛瓦解的位置，由前往后相继出现许多毛基体，毛基体并成整齐的一列（图版Ⅰ：4，图2：d）。不久，它们自前至后按序分开来，形成为一列新的右缘棘毛（图2：f）。

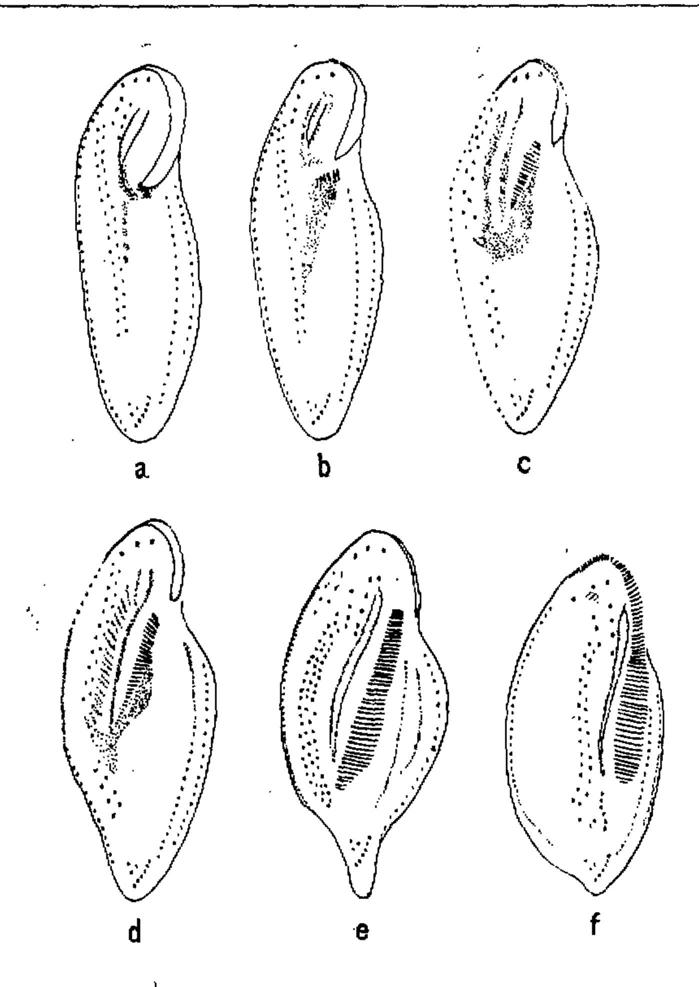


Fig. 2 Physiological reorganization process of *Keronopsis rubra* (ventral view)

a From their base extending forward, UM and AZM disintegrate. Kinetosomal clusters appear in the middle left side of left row ventral cirri, forming a new AZM primordium field.

b Membranelles are being organized in the anterior part of AZM primordium field. Many kinetosomes appear in the area of disintegrated UM and FC-I, forming a new UM- and F-V-T cirri primordia.

c AZM primordium field is differentiating, migrating to the disintegrating AZM. UM- and F-V-T cirri primordia are formed.

d In LMC-I and RMC, LMC- and RMC primordia appear and extend backward, respectively. F-V-T cirri primordia become a ladder shaped

structure. A small part in the anterior end of UM primordium separated and merged into the F-V-T cirri primordia.

e　The F-V-T cirri primordia divided into sections, forming new cirri in the anterior.

f　In the final stage, the localization of the new ciliatures are settled.

（三）背触毛的改组

左、右缘棘毛原基形成和分化时，在背面开始发生新、老背触毛的更替过程。此时在三列老背触毛的中部范围，各有几根老背触毛瓦解，在相应范围发生由许多颗粒挤在一起组成的背触毛原基。接下去，每列原基的颗粒即毛基体随着它前面的老背触毛的继续瓦解按序向前移动，待其中的大部分毛基体在前面伸展分开、以一定间隔位于消失的老背触毛列中时，每列原基中后端的部分毛基体稍为后移、分隔开来。这时，在这三列发育着的渐趋成熟的背触毛列的两端，还有部分老背触毛，它们是在虫体演化过程中逐渐退化的。待老背触毛消失，新背触毛列充分伸展，形成呈正常形态的背触毛列（图3：a，b，c，d）。

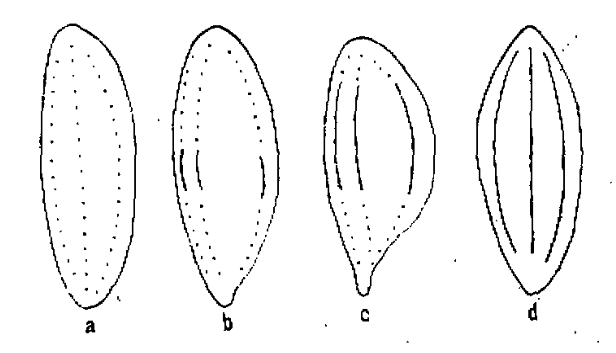


Fig. 3　Physiological reorganization of *Keronopsis rubra* (dorsal surface view) (details in the text)

讨　论

红色角毛虫生理改组时，随着相应的老结构的瓦解，出现新的口器，额、腹、横棘毛，左、右缘棘毛和背触毛四个原基区，并发生原基的分化、新结构的形成和定位，这种新、老结构的更替过程，与同种纤毛虫在正常形态发生时期新、老纤毛器的演化过程（张作人等，1985）基本相同，所以在一定意义上讲，生理改组是一种形态发生过程的重现。但不同的是，前者仅是在不良条件下纤毛器的改组即新结构替换老结构的过程，

其结果没有新个体的增加；后者则是在正常条件下，各种新结构的再建，其结果则是新个体的繁殖。

我们在这种纤毛虫的形态发生研究中曾指出，红色角毛虫口器发生时，首先是在口围带右侧的老波动膜范围产生一个前口围带毛基体分化区，在这一区域形成前口围带原基，并逐渐分化形成前口围带，替换老口围带，这种情况不同于其他腹毛类纤毛虫，形态发生时新的前口围带是在老口围带位置，继承老口围带或随老口围带的更新而形成的（张作人等，1985）。红色角毛虫生理改组时，新口围带原基是在老口围带的右后方、左列中腹棘毛左侧的范围形成，这位置相当于该纤毛虫正常形态发生时期后部口围带原基的形成位置，而不是新的前口围带形成的位置。后来，新口围带原基随着老口围带的瓦解向前方移动，处于老口围带的右侧，并朝老口围带位置运动逐渐替换老口围带。在其他常见的腹毛类纤毛虫如尾柱虫*Urostyla weissei* (Jerka-Dziadosz, 1969)、棘尾虫*Stylonychia mytilus* (Grimes, 1978)中，生理改组时，新口围带原基形成的位置相似于同种纤毛虫正常形态发生时后口围带原基形成的位置，但后来它随着老口围带从基部向前逐渐瓦解时，沿老口围带的位置逐渐向前推进，替换老口围带。显然，红色角毛虫生理改组时新口围带替换老口围带的情况与其他腹毛类纤毛虫是不同的。

Jerka-Dziadosz (1972) 曾简略报告了她在波兰华沙采集到的红色角毛虫的生理改组过程，其中一个品系在改组初期，大核出现改组带，但在另一个品系中，大核没有出现改组带，仅在后期，大核成圆球形。并且Jerka-Dziadosz (1969) 又观察到，在尾柱虫*Urostyla weissei* 生理改组时，大核发生融合、分裂等另一现象。在我们的材料中，生理改组时没有发现大核有类似的明显变化。看来，不同的种类，甚至同一种类但不同的品系的腹毛类纤毛虫中，生理改组时核器的变化也是有差异的。由此认为，腹毛类纤毛虫生理改组时核器与皮层纤毛器的演化可能没有明显的或必然的联系，这不象无性分裂时期必然是大核出现改组带（进行DNA合成）后才开始皮层形态发生的情况。

在腹毛类纤毛虫中，人工摘除大核后的虫体，或是切割后所得的含有大核（大核数目减少）的断片，会发生皮层纤毛器以及大核的再生，以补偿失去的部分（张作人等，1982）；甚至局部的损伤，也能引起皮层老纤毛器的退化和新纤毛器的分化过程 (Frankel, 1973; Jerka-Dziadosz, 1970)。这些可能是由于手术对纤毛虫的损伤刺激或是手术后纤毛虫细胞质和细胞核的比例等的失调所引起的。但生理改组与上述情况不同，Jerka-Dziadosz (1969) 认为，大多数情况下，它与纤毛虫的饥饿或是食物条件的异常相联系。而作者认为，饥饿为诱导产生“生理改组”现象的一种因素。

参 考 文 献

庞延斌 顾福康 邹士法 1983 应用于腹毛类纤毛虫的一种改进的蛋白银染色方法。华东师范大学学报（自然科学版）4:87—93

张作人 庞延斌 顾福康 1981 棘尾虫*Stylonychia mytilus*包囊形成和解脱过程的研究。华东师范大学学报（自然科学版）2:113—119

张作人 庞延斌 顾福康 邹士法 1982 背联体贝尾棘虫大核摘除、移位后的调节现象。动物学报28(4): 325—330

张作人 庞延斌 顾福康 1985 红色角毛虫的形态学和形态发生过程的研究。动物学报31（1）: 59—64

张作人 顾福康 1982 急纤虫 *Tachysoma pellionella*的实验再生。动物学研究3（3）: 303—309

Frankel, J. 1973 The positioning of ciliary organelles in hypotrich ciliates. *J. protozool.*, 20(1): 8-18

Grimes, G. W. and Adler, J. A. 1978 Regeneration of ciliary pattern in longitudinal fragments of the hypotrichous ciliate, *Stylonychia*. *J. Exp. Zool.*, 204(1):57-80

Jerka-Dziadosz, M. and Frankel, J. 1969 An analysis of the formation of ciliary primordia in the hypotrich ciliate *Urostyla weissei*. *J. Protozool.*, 16(4):612-637

Jerka-Dziadosz, M. and Frankel, J. 1970 The control of DNA synthesis in macronuclei and micronuclei of a hypotrich ciliate: a comparison of normal and regenerating cells. *J. Exp. Zool.*, 173(1): 1-22

Jerka-Dziadosz, M. and Janus, I. 1972 Localization of primordia during cortical development in *Keronopsis rubra* (Ehrg., 1838) (Hypotrichida). *Acta Protozoologica* 10:249-262

STUDY OF THE PHYSIOLOGICAL REORGANIZATION ON *KERONOPSIS RUBRA*

Pang Yanbin Gu Fukang Zhang Zuoren*

(Department of Biology, East China Normal University Shanghai)

During physiological reorganization of *Keronopsis rubra*, when old ciliatures disintegrate, the primordia of the new AZM, UM, F-V-T cirri, and left- and right marginal cirri appear orderly. Soon, the differentiation of the primordia, the formation and localization ofthe new structures occur. The process of the replacement of the old structures by the new ones is similar to the ciliatural evolution of this ciliate during morphogenesis; When AZM reorganizes, new AZM primordium develops in the left side of the left middle ventral cirri, moves towards the old AZM and replaces it, continuously. The event is different from other hypotrichs, in which, during physiological reorganization, new AZM primordium moves and replaces the old structures in the old AZM, gradually.

Key words Physiological reorganization *Keronopsis rubra* Primordium Cirrus AZM

* Zhang Zuoren = Tchang Tsorun